# 黔西南北盘江镇喀斯特高原峡谷区植被演替阶段碳氮稳定同位素特征

吴银菇[1]，喻阳华[2*]，李一彤[2]，郑维[1]

（1. 贵州师范大学地理与环境科学学院，贵阳 550025；2. 贵州师范大学喀斯特研究院/国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心，贵阳 550001）

**摘要**：为了探究森林不同演替阶段碳氮（C、N）、稳定碳氮同位素（$\delta^{13}$C、$\delta^{15}$N）随演替发生的变化特征与内在联系，该文以喀斯特高原峡谷区草灌、灌木、乔灌和乔木 4 个演替阶段的森林植物群落为研究对象，测定叶片-凋落物-土壤的 C、N 及稳定同位素值，并分析其在不同层次间的互作效应。结果表明：（1）喀斯特区森林叶片-凋落物-土壤 $\delta^{13}$C 值分别为-31.31‰ ~ -28.23‰、-29.96‰ ~ -20.07‰、-26.83‰ ~ -21.14‰，相应的 $\delta^{15}$N 值依次为-3.41‰ ~ 1.54‰、-2.61‰ ~ 0.99‰、5.36‰ ~ 8.63‰，总体上土壤更表现出富集效应；（2）伴随着演替发生，叶片 $\delta^{13}$C 值与土壤 $\delta^{15}$N 值均为先减小后增大，土壤、凋落物 $\delta^{13}$C 值呈降低趋势，叶片和凋落物 $\delta^{15}$N 值均无明显变化规律；（3）乔灌阶段叶片-土壤 $\delta^{15}$N 值最低，表明该阶段生态系统 N 饱和程度较小，N 含量相对亏缺；（4）叶片-土壤 C、N 及稳定同位素之间相关性较强，表明两者间养分循环紧密相关，具有显著抑制或促进效应。综上表明，该区生态系统修复时，应选择水分利用效率高的川钓樟（*Lindera pulcherima*）、圆叶乌桕（*Triadica rotundifolia*）、翅荚香槐（*Cladrastis platycarpa*）等树种，提高生态系统对资源利用和养分吸收的自调控能力。

**关键词**：$\delta^{13}$C 值，$\delta^{15}$N 值，叶片-凋落物-土壤连续体，森林演替，碳氮循环，喀斯特高原峡谷

**中图分类号**：Q948　　　　**文献标识码**：A

# Carbon and nitrogen stable isotopes of vegetation succession stages in the karst plateau gorge area of Beipanjiang in Southwestern Guizhou

WU Yingu[1], YU Yanghua[2*], LI Yitong[2], ZHENG Wei[1]

(1. *School of Geography and Environment Science*, *Guizhou Normal University*, Guiyang 550025, China; 2. *School of Karst Science*/*State Engineering Technology Institute for Karst Decertification Control*, *Guizhou Normal University*, Guiyang 550001, China)

**Abstract:** To explore the variations and internal relations between that the carbon and nitrogen (C and N) and the carbon and nitrogen stable isotope ($\delta^{13}$C and $\delta^{15}$N) with succession proceeding. Four succession stages about forest communities in karst plateau were selected as the subjects, which were herbage-shrub, shrub, tree-shrub and tree. By measuring C, N and stable isotope ratios

**基金项目**：国家重点研发计划课题(2016YFC0502603)；贵州师范大学 2020 年度“省级大学生创新创业训练计划”项目(S202010663026) [ Supported by the National Key R ＆ D Program of China (2016YFC0502603); Guizhou Normal University 2020“Provincial College Students Innovation and Entrepreneurship Training Program”Project (S202010663026) ]。

**作者简介**：吴银菇(1999-)，主要从事环境生态学研究，(E-mail)1716509456@qq.com。

[*]**通信作者**：喻阳华，副教授，博士，主要从事喀斯特环境保护与治理研究，(Email) yuyanghua2003@163.com。

in leaf-litter-soil to analyze their interaction effects among different levels. The results were as follows: (1) The $\delta^{13}C$ values of leaf-litter-soil in karst forest were -31.31‰–-28.23‰, -29.96‰–-20.07‰, -26.93‰–-21.14‰ respectively, and the corresponding $\delta^{15}N$ values were -3.41‰–1.54‰, -2.61‰–0.99‰ and 5.36‰–8.63‰, generally, the soil showed a more enrichment effect; (2) With the succession, the leaf $\delta^{13}C$ soil $\delta^{15}N$ values increased first and then decreased, while the soil and litter $\delta^{13}C$ values decreased, and there were no obvious changing rules about the leaf and litter $\delta^{15}N$ values; (3) The leaf-soil $\delta^{15}N$ values at the arbor-irrigation stage was the lowest, indicating the stage with low N saturation and relatively deficient N content; (4) The correlations among the leaf-soil C, N and their isotopes were strong, demonstrating that the both cycles were closely relevant with the significant inhibiting or promoting effects. In conclusion, in order to improve the self-regulation ability of the ecosystem to resource utilization and nutrient absorption, the tree species with high water use efficiency, such as *Lindera pulcherima*, *Triadica rotundifolia* and *Cladrastis platycarpa*, should be applied for ecosystem restoration in this area.

**Key words:** $\delta^{13}C$ value, $\delta^{15}N$ value, leaf-litter-soil continuum, forest succession, carbon and nitrogen cycle, karst plateau

碳（C）、氮（N）作为必需生命元素，其生物地球化学循环过程一直都是生态学研究的重点与热点（熊鑫等，2016）。植物-土壤 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 组成能够准确记录影响植物新陈代谢和生态系统 C、N 循环的综合作用（姚凡云等，2012；刘建锋等，2018），揭示植物对特定环境资源利用策略的响应与适应机制。稳定 C、N 同位素技术可示踪、整合和指示目标物，具有检测迅速、结果准确、不受时间限制等优点（郑秋红和王兵，2009），是研究森林演替过程中 C、N 循环的理想方法。

近年来，$\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 值被国内外学者广泛用来指示植物水分利用效率和生态系统 C、N 循环机理（Zheng et al., 2018; 刁浩宇等，2019）。司高月等（2017）和 Twohey et al.（2018）研究发现叶片 $\delta^{13}C$ 值可表征植物水分利用率和固 C 耗水成本，其组成能够揭示 C 固定的综合特征；姚凡云等（2012）研究认为植物-土壤 $\delta^{15}N$ 值可作为生态系统 N 饱和程度和 N 循环长期变化趋势的指示因子。显然，稳定同位素技术的发展为研究生态系统化学元素循环开启了窗口。叶片-凋落物-土壤作为生态系统 C、N 循环的主要载体（张萍等，2018），其同位素特征能精准刻画与森林植物群落演替相关的影响因素和环境信息变化，亦能厘清生态系统结构和功能的变化过程，因而研究三者之间 C、N 及稳定同位素基本特征与内在关联，有助于深入阐明喀斯特高原峡谷区森林生态系统 C、N 循环特征和养分分布随演替进程的变化格局。目前，针对喀斯特森林演替过程，主要集中在生态化学计量特征、土壤理化属性和土壤微生物等角度（盛茂银等，2015；皮发剑等，2016；吴求生等，2019），但基于 C、N 稳定同位素方法对喀斯特森林演替过程及规律研究的报道鲜见。对喀斯特生态系统演替过程中 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 变化特征的了解尚不全面，特别是森林演替过程中叶片-凋落物-土壤连续体的

δ$^{13}$C、δ$^{15}$N 值的分布特征及其如何指示生态学效应等，均需深入研究。

基于此，本文以贵州喀斯特高原峡谷区不同演替阶段植物群落为对象，采用稳定 C、N 同位素方法，通过测定 4 个演替阶段植物叶片-凋落物-土壤 C、N 及稳定同位素，分析其互作效应，试图回答以下 2 个科学问题：（1）探讨喀斯特森林不同演替阶段植物叶片-凋落物-土壤 C、N 及稳定同位素特征，阐明森林 δ$^{13}$C、δ$^{15}$N 值随演替发生的变化规律；（2）探究随森林演替过程，植物叶片-凋落物-土壤 C、N 与其稳定同位素间的内在关联，揭示喀斯特森林演替过程中植物资源利用与适应策略的变化规律，为诊断养分状况和制定喀斯特森林生态系统可持续经营措施提供理论支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

位于贵州省黔西南州贞丰县北盘江镇（105°38′11″ E、25°40′16″ N），属典型的喀斯特高原峡谷地貌，地表破碎，地势起伏大，海拔为 370~1 473 m。区内属亚热带季风气候，年均降水量为 1 100 mm，但时间分布不均，集中在 5—10 月，季节性干旱严重。年总积温为 6 542.9 ℃，年均温为 18.4 ℃，年均最高、最低温度依次为 32.4、6.6 ℃，四季干湿、冷热明显，光热条件丰富。土壤类型以石灰土为主，土层浅薄且肥力较低，基岩裸露率高。植被以亚热带常绿落叶针阔混交林为主，受人为活动干扰，原生植被基本被破坏，次生植被和人工林分布居多（杜家颖等，2017）。突出的生态问题包括水土流失严重、生态系统脆弱等。

草灌阶段以毛葡萄（*Vitis heyneana*）、叶下珠（*Phyllanthus urinaria*）、多花木蓝（*Indigofera amblyantha*）等为主；灌木阶段以川钓樟（*Lindera pulcherima*）为优势种，滇鼠刺（*Itea yunnanensis*）、清香木（*Pistacia weinmanniifolia*）等均有分布；乔灌阶段以朴树（*Celtis sinensis*）、毛八角枫（*Alangium kurzii*）、山麻杆（*Alchornea davidii*）居多；乔木阶段以圆叶乌柏（*Triadica rotundifolia*）、翅荚香槐（*Cladrastis platycarpa*）为主，南酸枣（*Choerospondias axillaris*）、构树（*Broussonetia papyrifera*）等亦有分布。

### 1.2 群落调查

2019 年 7—8 月，在对研究区进行全面踏查的基础上，参考卢永飞等（2015）对喀斯特植被演替阶段的划分方法，将植物群落划分为草灌、灌木、乔灌和乔木 4 个演替阶段（表 1）。每个演替阶段设置 3 个 20 m×20 m 的调查样地（海拔 810 ~ 850 m，经度、纬度和坡度差异均较小，坡向一致），进行植物群落学调查。受喀斯特地表破碎、土层浅薄等特殊地形地貌的影响，采样时将样地间距确定为＞10 m。灌木和草本调查样方大小依次为 10 m×10 m、1

m×1 m，在每个样地内设置 4 个灌木小样方和 4 个草本小样方，树高＜2 m 的木本植物即记为灌木。同时，记录乔本名称、树高、胸径、冠幅；灌木名称、树高、地径、盖度；草本名称、盖度、平均高度。调查的环境因子包括经纬度、海拔、坡度、坡向等。

### 1.3 样品采集方法

在对样地进行调查分析的基础上，将重要值大于 0.2 的树种视为优势种，每个样地随机选取 5 株优势种，摘取东、南、西、北、中 5 个方位无病虫害、健康成熟的叶片，混匀制成 1 个样品装入尼龙袋。每个样地按 S 形路线采集未分解、半分解及全分解层凋落物（全分解层凋落物以不能辨识种类但未形成腐殖质层为判断依据），组成 1 个混合样装入尼龙袋。同时在采集凋落物的地方，采集 0~20 cm 土壤，组成混合土样，采用四分法保留鲜土约 0.5 kg。4 个演替阶段植物叶片、凋落物和土壤样品各 12 份（4 个演替阶段×3 个标准样地）。

表 1 样地基本概况

Table 1 Basic situation of plots

| 演替阶段 Succession stage | 林分类型 Forest type | 盖度 Coverage（%） | 高度 Height (m) | 平均胸径 Diameter (cm) | 平均地径 Ground diameter (cm) |
|---|---|---|---|---|---|
| 草灌 Herbage-shrub | 叶下珠群落和多花木蓝群落 *Phyllanthus urinaria* community and *Indigofera amblyantha* community | 95 | 1.8 | — | 1.0 |
| 灌木 Shrub | 川钓樟群落 *Lindera pulcherima* community | 90 | 2.6 | — | 3.4 |
| 乔灌 Tree-shrub | 毛八角枫群落 *Alangium kurzii* community | 90 | 7.0 | 6.2 | 3.8 |
| 乔木 Tree | 翅荚香槐群落 *Cladrastis platycarpa* community | 92 | 9.0 | 11.5 | 1.9 |

注：—表示没有数据，表中地径指的是灌木层的地径。下同。

Note: — indicates that there is no data, the ground diameter in the surface refers to the ground diameter of the shrub layer. The same below.

### 1.4 样品处理与分析

样品带回实验室后，叶片和凋落物在（65±2）℃温度下烘干至恒重后，粉碎、过筛备用；土壤用镊子剔除根系、凋落物、石块和动植物残体，置于室内自然风干后，用研磨机粉碎并依次通过 2.00、0.15 mm 筛，装入专用玻璃瓶中密闭保存，用于测定 C、N 含量及稳定同位素自然丰度。

叶片、凋落物、土壤 C、N、$\delta^{13}$C 和 $\delta^{15}$N 值在自然资源部第三海洋研究所实验室采用

元素分析仪-稳定性同位素质谱仪联机（Vario ISOPOTE Cube-Isoprime, Elementar 公司）完成测定，同位素比值采用千分比单位（‰），用 δ 表示。

$\delta^{13}C$ 值以 PDB 国际标准作为参考标准，计算公式如下：

$$\delta^{13}C\ (\%) = [R(^{13}C/^{12}C_{sample})/R(^{13}C/^{12}C_{PDB})-1] \times 1000$$

式中：R（$^{13}C/^{12}C_{VPDB}$）为国际标准物 PDB（Peedee Belemnite）的 C 同位素比值；$\delta^{13}C$ 值的分析精度为±0.2‰。

$\delta^{15}N$ 值以空气中 $N_2$ 作为参考标准，$\delta^{15}N$ 计算公式如下：

$$\delta^{15}N_{air}\ (\%) = [R(^{15}N/14N_{sample})/R(^{15}N/^{14}N_{air})-1] \times 1000$$

式中：R（$^{15}N/^{14}N_{air}$）为空气中 $N_2$ 的 N 同位素比值；$\delta^{15}N$ 值分析精度为±0.25‰。

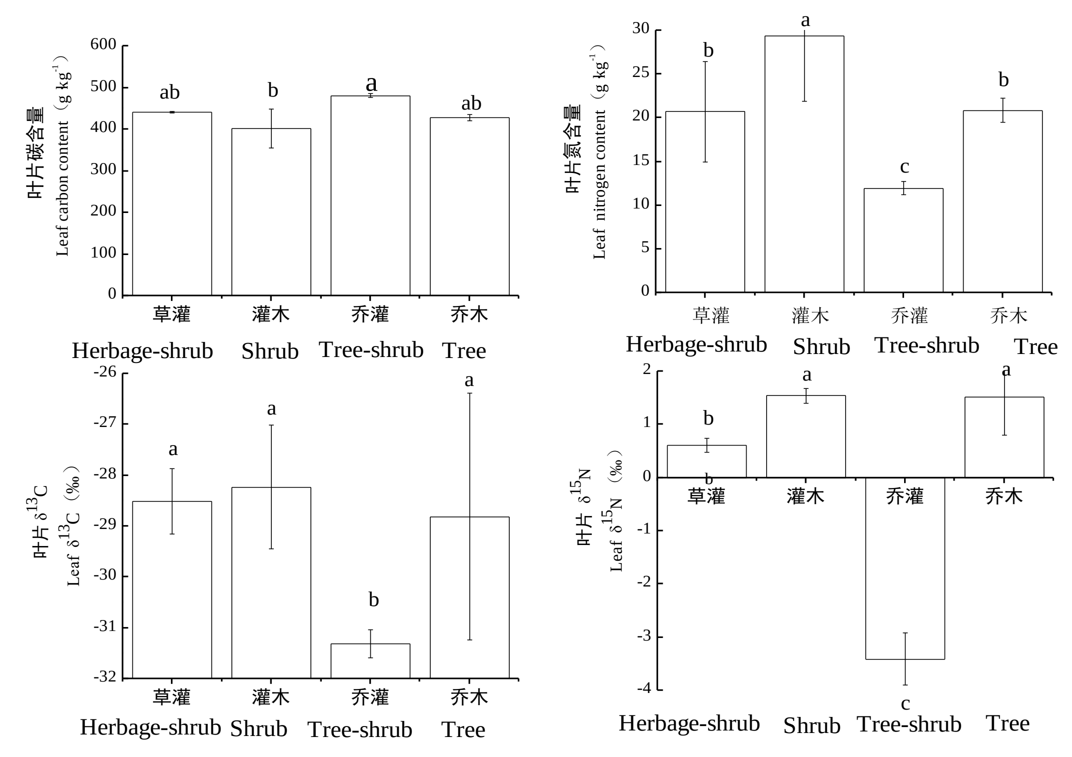
**1.5 数据处理与分析**

利用单因素方差分析（One-way ANOVA）检验森林不同演替阶段叶片-凋落物-土壤 C、N 浓度和 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 比值之间的差异，利用最小显著差异法（least significant difference，LSD）进行多重比较，采用 Pearson 相关分析法对参数进行相关性检验。数据整理、分析、制图等采用 Microsoft Excel 2010、SPSS 20.0、Origin Pro 2018 软件完成。

## 2 结果与分析

**2.1 不同演替阶段叶片 C、N 含量及 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 值特征**

不同演替阶段优势种叶片 C 以灌木阶段的 402.55 g·kg$^{-1}$ 为最小，说明其有机物含量较低，暗示潜在的 C 积蓄相对较弱。叶片 $\delta^{13}C$ 值以乔灌阶段的-31.31‰为最低，且与草灌、灌木和乔木阶段间差异显著（$P<0.05$，下同），随演替进程先减小后增加，表明植物水分利用效率随演替进行发生了部分调整。叶片 N、$\delta^{15}N$ 值依次为 11.97~29.35 g·kg$^{-1}$、-3.41‰~1.52‰，均以乔灌阶段为最低，随演替进行无明显变化规律，叶片 N、$\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 演替前期总体上大于演替后期（图 1）。




不同字母表示演替阶段之间存在显著性差异（$P<0.05$）。下同。

Different letters indicate significant differences among the succession stages($P<0.05$). The same below.

图 1 不同演替阶段植物群落叶片 C、N 含量及稳定同位素值

Fig. 1 Contents and stable isotope ratios of C and N in leaves of plant communities at different succession stages

## 2.2 不同演替阶段凋落物 C、N 含量及 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 值特征

凋落物 C 含量以乔灌阶段 475.9 g $kg^{-1}$ 为最大，显著高于草灌、灌木和乔木阶段，表明乔灌群落有利于生态系统养分回归。凋落物 N 含量以乔灌阶段 10.55 g $kg^{-1}$ 为最小，草灌和乔木、灌木和乔木阶段之间均无显著差异（$P>0.05$，下同）。凋落物 $\delta^{13}C$ 值为-29.96‰~-20.07‰，以草灌阶段最高，随演替进行呈降低趋势，说明凋落物演替初期更易于分解。凋落物 $\delta^{15}N$ 值为-2.61‰~0.99‰，随演替发生表现出正、负值交替出现的现象，表明该值的变异率较大（图 2）。

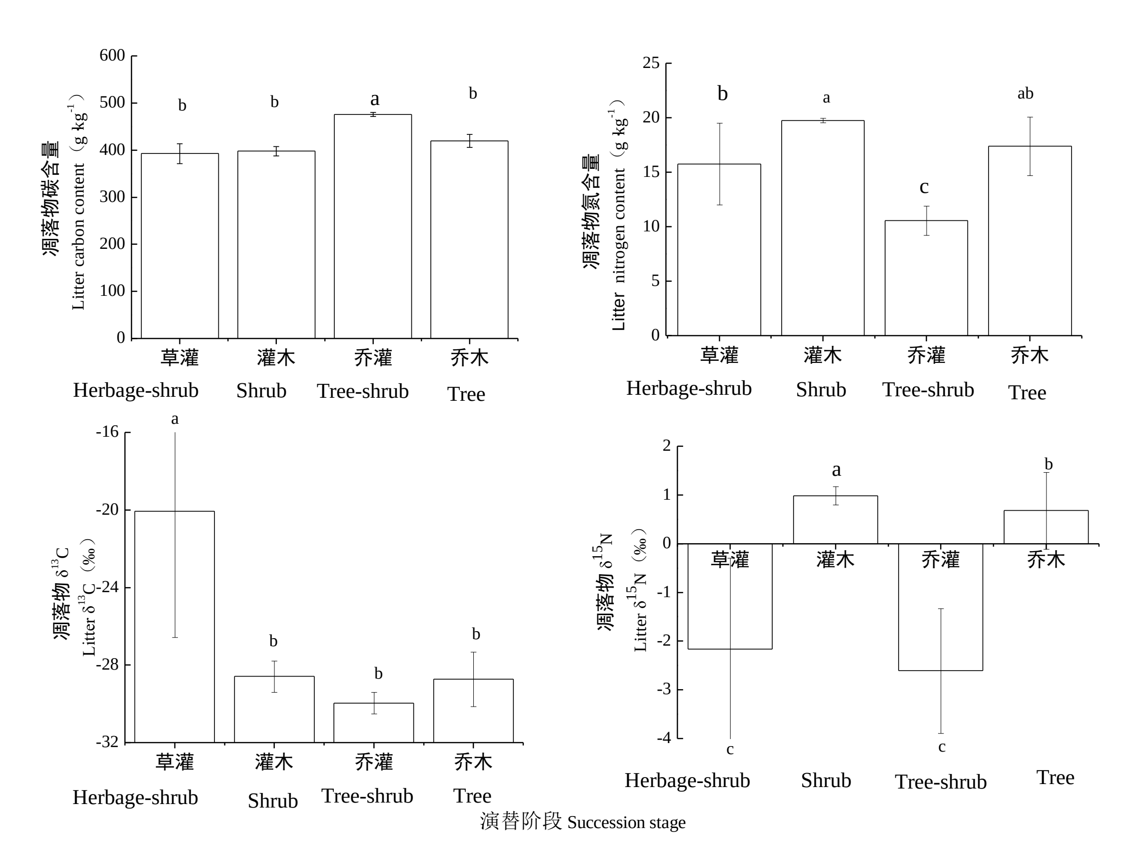



图 2 不同演替阶段植物群落凋落物 C、N 含量及稳定同位素值

Fig. 2 Contents and stable isotope ratios of C and N in litters of plant communities at different succession stages

**2. 3 不同演替阶段土壤 C、N 含量及 $\delta^{13}$C、$\delta^{15}$N 值特征**

土壤 C、N 含量依次为 57.3~147.65 g kg$^{-1}$、5.45~16.15 g kg$^{-1}$，均表现为灌木、乔木阶段最高，乔灌阶段其次，草灌阶段最低，说明 C、N 循环之间存在紧密的耦合关系。土壤 $\delta^{13}$C 值为-26.83‰~-21.14‰，随演替进行呈降低趋势，草灌阶段显著高于其他 3 个阶段，暗示其土壤有机质分解更彻底。土壤 $\delta^{15}$N 值为 5.36‰~8.625‰，随演替进行先减小后增大，总体上，土壤更表现出 $^{15}$N 富集，表明随森林演替，土壤矿化过程 $^{15}$N 分馏增强（图 3）。

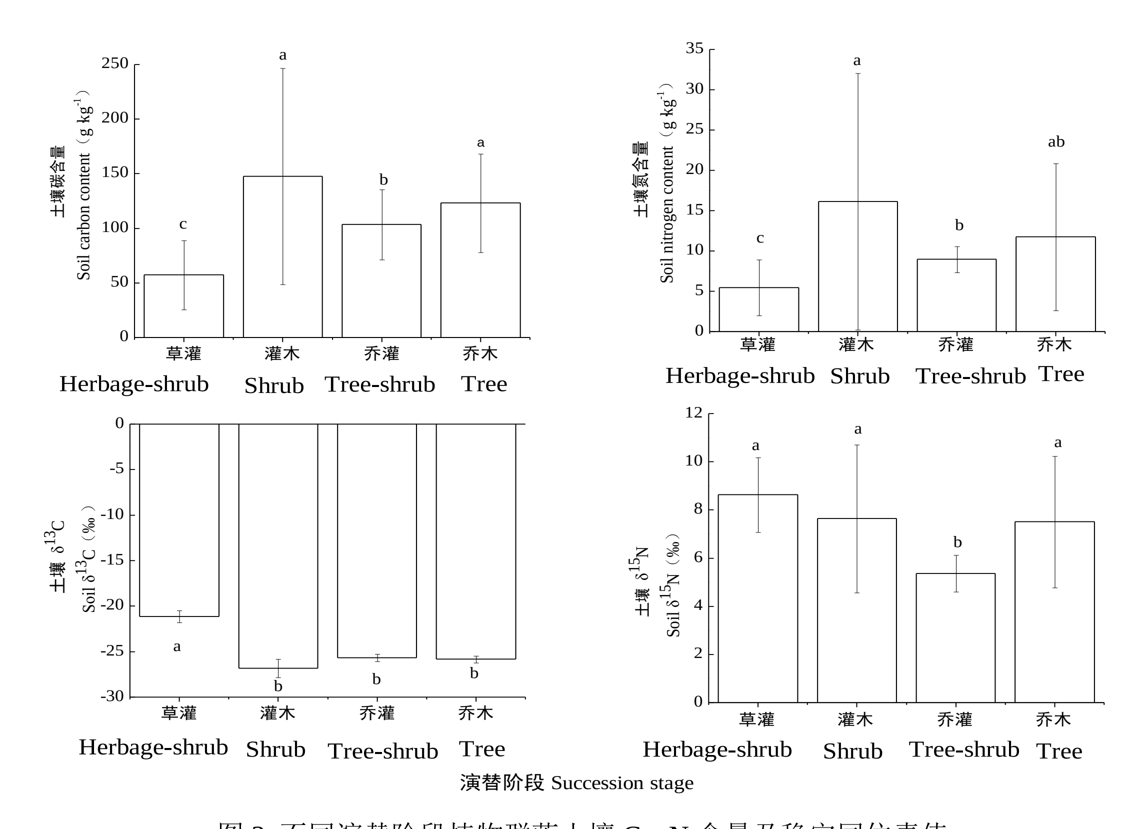



图 3 不同演替阶段植物群落土壤 C、N 含量及稳定同位素值

Fig. 3 Contents and stable isotope ratios of C and N in soil of plant communities at different succession stages

## 2.4 叶片-凋落物-土壤 C、N 含量及 $\delta^{13}$C、$\delta^{15}$N 值之间的相关关系

由表 2 可见，叶片-土壤 C、N 及其同位素之间存在较强的相关性，表明植物-土壤之间养分循环存在紧密关联，具有显著协同或权衡效应。凋落物 N、$\delta^{13}$C 和 $\delta^{15}$N 与其他指标均无显著相关关系，凋落物 C 与土壤 N、$\delta^{15}$N 分别呈显著、极显著负相关（-0.777、-0.845），说明凋落物与土壤之间的互作关系强于凋落物与叶片。

表 2 不同演替阶段叶片-凋落物-土壤 C、N 含量及$\delta^{13}$C、$\delta^{15}$N 之间的相关分析

Table 2 Correlation analysises between for C and N contents and $\delta^{13}$C and $\delta^{15}$N values of plant-litter-soil at different succession stages

| 指标 Index | $C_{leaf}$ | $\delta^{13}C_{leaf}$ | $N_{leaf}$ | $\delta^{15}N_{leaf}$ | $C_{litter}$ | $\delta^{13}C_{litter}$ | $N_{litter}$ | $\delta^{15}N_{litter}$ | $C_{soil}$ | $\delta^{13}C_{soil}$ | $N_{soil}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $\delta^{13}C_{leaf}$ | -0.789* | 1 | | | | | | | | | |
| $N_{leaf}$ | -0.449 | 0.324 | 1 | | | | | | | | |
| $\delta^{15}N_{leaf}$ | -0.728* | 0.516 | 0.725* | 1 | | | | | | | |
| $C_{litter}$ | 0.624 | -0.592 | -0.777* | 0.845** | 1 | | | | | | |
| $\delta^{13}C_{litter}$ | -0.084 | 0.306 | 0.361 | 0.180 | -0.592 | 1 | | | | | |
| $N_{litter}$ | -0.688 | 0.609 | 0.287 | 0.629 | -0.301 | -0.454 | 1 | | | | |
| $\delta^{15}N_{litter}$ | -0.232 | -0.490 | -0.457 | -0.583 | 0.746* | -0.645 | -0.099 | 1 | | | |
| $C_{soil}$ | 0.988** | -0.789* | -0.449 | -0.728* | 0.624 | -0.084 | -0.688 | 0.232 | 1 | | |
| $\delta^{13}C_{soil}$ | -0.789* | 0.988** | 0.324 | 0.516 | -0.592 | -0.306 | 0.609 | -0.490 | -0.789* | 1 | |
| $N_{soil}$ | -0.499 | 0.324 | 0.988** | 0.725* | -0.777* | 0.361 | 0.287 | -0.457 | -0.499 | 0.324 | 1 |
| $\delta^{15}N_{soil}$ | -0.728* | 0.516 | 0.725* | 0.988** | -0.845** | 0.180 | 0.629 | -0.583 | -0.728* | 0.516 | 0.725* |

注：**表示极显著差异（$P$＜0.01）；*表示显著差异（$P$＜0.05）；$C_{leaf}$. 叶片碳含量；$N_{leaf}$. 叶片氮含量；$\delta^{13}C_{leaf}$. 叶片 $\delta^{13}C$；$\delta^{15}N_{leaf}$. 叶片 $\delta^{15}N$；$C_{litter}$. 凋落物碳含量；$N_{litter}$. 凋落物氮含量；$\delta^{13}C_{litter}$. 凋落物 $\delta^{13}C$；$\delta^{15}N_{litter}$. 凋落物 $\delta^{15}N$；$C_{soil}$. 土壤碳含量；$N_{soil}$. 土壤氮含量；$\delta^{13}C_{soil}$. 土壤 $\delta^{13}C$；$\delta^{15}N_{soil}$. 土壤 $\delta^{15}N$。

Note: **indicates extremely significant correlation（$P$＜0.01）; *indicates significant correlation（$P$＜0.01）; $C_{leaf}$. Leaf carbon content; $N_{leaf}$. Leaf nitrogen content; $\delta^{13}C_{leaf}$. Leaf $\delta^{13}C$; $\delta^{15}N_{leaf}$. Leaf $\delta^{15}N$; $C_{litter}$. Litter carbon content; $N_{litter}$. Litter nitrogen content; $\delta^{13}C_{litter}$. Litter $\delta^{13}C$; $\delta^{15}N_{litter}$. Litter $\delta^{15}N$; $C_{soil}$. Soil carbon content; $N_{soil}$. Soil nitrogen content; $\delta^{13}C_{soil}$. Soil $\delta^{13}C$; $\delta^{15}N_{soil}$. Soil $\delta^{15}N$。

## 3 讨论与结论

### 3.1 叶片-凋落物-土壤连续体 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 值特征

研究区森林 4 个演替阶段叶片 $\delta^{13}C$ 值为-31.31‰~-28.23‰，较鼎湖山非喀斯特森林偏正（表 3），原因是：该研究区属于喀斯特高原峡谷，而鼎湖山基岩为泥盆系的厚层砂岩、砂页岩，属于非喀斯特地区，土壤类型主要为赤红壤，其保水性能较喀斯特地区好；加之鼎湖山降水量（1 955 mm）亦高于该区（1 100 mm），使土壤水分趋于丰富；其次，喀斯特地貌特殊的地上、地下二元结构，导致水分可利用性偏低，而水分可利用性与其利用效率、叶片 $\delta^{13}C$ 值均呈负相关（Xu et al., 2017），据此推断该区较低的水分可利用性导致叶片 $\delta^{13}C$ 值更高。叶片 $\delta^{15}N$ 值为-3.41‰~1.54‰，与滨海沙地人工林植物叶片相比偏正（表 3），表明该研究区森林生态系统 N 饱和程度相对较高，N 含量愈加丰富，原因是喀斯特高原峡谷区生境脆弱，资源供应能力相对匮乏，植物通过提高对资源的竞争能力来适应这一特殊生境，将更多养分用于器官构建。

该文 4 个演替阶段凋落物 $\delta^{13}C$ 值为-29.96‰~-20.07‰，高于黔西北次生林优势种凋落物 $\delta^{13}C$ 值（表 3），原因可能是凋落物种类、微生物数量及活性等均存在差异，加之不同样区生境水分、岩石裸露率等异质性较高，影响了凋落物的分解速率和程度。凋落物 $\delta^{15}N$ 值为-2.61‰~0.99‰，高于罗绪强等（2014）在贵州清镇研究的结果（表 3），原因是研究区采取了植树造林、退耕还林等森林生态修复与保护措施，植物群落发生正向演替，生态系统结构趋于复杂，地表凋落物组成向多样化发展，微生物数量增多，凋落物分解速率加快，有利于 $^{15}N$ 富集的氨挥发增加，从而导致地表凋落物$\delta^{15}N$ 值偏高（潘复静等，2011; 罗绪强等，2014）。

该研究区 4 个演替阶段土壤 $\delta^{13}C$ 值为-26.83‰~-21.14‰，较高寒草甸土壤偏正（表 3），原因是不同研究区温度具有较大差异，高寒草甸属高原大陆性气候，而该研究区属亚热带季风气候，温度明显较高，高温促进了土壤微生物活性，使土壤有机质分解速率加快（周咏春等，2019），进而导致土壤 $\delta^{13}C$ 值升高。土壤 $\delta^{15}N$ 值为 5.36‰~8.63‰，较鼎湖山森林土壤偏高（表 3），这与微生物分解凋落物补偿土壤养分过程有关，Collins et al.（2008）研究认

为微生物 C 限制条件下，土壤矿化过程 $^{15}N$ 分馏加强，该文结果显示凋落物 C 与土壤 $\delta^{15}N$ 值极显著负相关，与该结论相一致，原因是喀斯特高原峡谷区森林凋落物蓄积量虽逐渐增加，但总体偏少，分解补充到土壤中的 C 量仍较低，导致其 C 含量低于非喀斯特地区，微生物主要受 C 限制，矿化过程 $^{15}N$ 分馏增强，土壤 $\delta^{15}N$ 值增大。

表 3 贵州喀斯特森林与其他研究区域叶片-凋落物-土壤 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 值比较

Table 3 $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ value in leaf-litter-soil in Guizhou karst forest communities in comparison with forests of other regions

| 项目 Item | 研究区域 Region | $\delta^{13}C$（‰） | $\delta^{15}N$（‰） | 文献 Reference |
|---|---|---|---|---|
| 叶片 Leaf | 贵州黔西南 Southwest Guizhou | -31.31～-28.23 | -3.4 ～1.54 | 本文 The study |
| | 广东鼎湖山 Dinghushan in Guangdong | -33.37～-29.19 | -4.78～-2.29 | 熊鑫等，2016 |
| | 福建长乐 Changle in Fujian | -31.68～-29.32 | -5.55～-2.17 | 葛露露等，2018 |
| 凋落物 Litter | 贵州黔西南 Southwest Guizhou | -29.9 ～-20.07 | -2.61～ 0.99 | 本文 The study |
| | 广东鼎湖山 Dinghushan in Guangdong | -30.43～-28.84 | -5.19～-4.02 | 熊鑫等，2016 |
| | 贵州毕节 Bijie in Guizhou | -31.50～-28.84 | — | 喻阳华等，2018 |
| | 贵州清镇 Qingzhen in Guizhou | — | -4.49～-1.83 | 罗绪强等，2014 |
| 土壤 Soil | 贵州黔西南 Southwest Guizhou | -26.83～21.14 | 5.36～8.63 | 本文 The study |
| | 广东鼎湖山 Dinghushan in Guangdong | -27.31～-21.38 | 2.52～8.19 | 熊鑫等，2016 |
| | 福建长乐 Changle district in Fujian | — | -4.68～-2.98 | 葛露露等，2018 |
| | 黄河源区 Source region of the Yellow River | -25.42～-24.20 | 3.37～4.61 | 全小龙等，2016 |

### 3.2 叶片-凋落物-土壤 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 值与其元素相关性随群落演替的关系

不同层次间 C 含量变异较为显著，原因可能是随着演替进展，植物群落结构、林内小气候以及凋落物的输入、输出和分解状况等均发生改变，导致归还土壤的养分含量不同（熊鑫等，2016）；其次，生态系统 C、N 循环之间有着密切关联，固 C 潜力较大程度受限于土壤供 N 能力（李德军等，2018），受群落结构、环境因子和供 N 能力等诸多因素协同作用，森林 C 含量变异尤为明显。此外，该研究还发现叶片-凋落物-土壤 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 随演替进程变化规律较弱，说明森林演替过程发生了同位素分馏，原因是随演替发生，地表植被类型、水热条件以及生态系统养分分配格局等均存在显著差异，植物为适应环境、维持生存，亦采取了相应的资源利用和适应策略。伴随着资源利用策略和生存方式的改变，植物光合作用、呼吸作用也会同步变化，进而影响森林 C、N 同位素分馏机制，最终导致各组分 $\delta^{13}C$、$\delta^{15}N$ 值随演替过程的变化规律各异。但植物新陈代谢如何驱动 C、N 同位素分馏尚需深入研究。

该文研究结果还显示，乔灌阶段植物群落叶片 $\delta^{13}C$ 值最低，原因是乔、灌木混交林中，上层乔木枝叶茂盛，其叶片阻挡了进入林中的部分光线，导致林内光照强度和温度降低（刘效东等，2014），致使光合能力下降，林内大气 $CO_2$ 浓度上升，导致 $C_i/C_a$ 升高，$\delta^{13}C$ 值降低。物种水平上，叶片 $\delta^{13}C$ 值可表征植物长期的水分利用效率（Yu et al., 2008），指示固 C

耗水成本，亦能评价植物对逆境的适应能力（Hussain et al., 2018）。通常，叶片 δ$^{13}$C 值越大，水分利用效率高，固 C 耗水成本越低（Yu et al., 2008），固定相同数量 C 所消耗的水分更少。由图 1 可知，该研究区内川钓樟、圆叶乌桕和翅荚香槐等优势种叶片 δ$^{13}$C 值较高，表明该区灌木和乔木阶段的树种有着较高的水分利用效率，光合作用固 C 耗水成本较低，适应水分胁迫生境的能力更强，可以作为生态系统恢复的优选树种。

他人研究表明，叶片和土壤 δ$^{15}$N 值可以指示生态系统 N 饱和程度，叶片-土壤 δ$^{15}$N 值越大，生态系统越接近 N 饱和（Pardo et al., 2006; 郑璐嘉等，2015）。该文结果显示，灌木阶段优势种叶片、土壤 δ$^{15}$N 值更大，表明该阶段生态系统 N 饱和程度相对较高，原因可能是该阶段 N 循环更活跃，N 的输出量偏高，伴随着 N 的硝化作用和 $NO_3^-$的淋失（Huang et al., 2013; 郑璐嘉等，2015），更多贫乏的 N 离开生态系统，导致土壤和叶片 δ$^{15}$N 值升高。同时，叶片较土壤表现出贫乏 $^{15}$N，原因是轻的 $^{14}$N 被植物根系优先利用，而较重的 $^{15}$N 被视为没有使用过的碳酸盐积累在细胞中（Craine et al., 2015），并通过根部外液从体内排出，最终进入到土壤介质，导致其 δ$^{15}$N 值更趋正。综上可知，该研究区内川钓樟、圆叶乌桕和翅荚香槐等树种更适用于喀斯特高原峡谷区森林生态系统恢复。

**参考文献：**


COLLINS JC, DIJKSTRA P, HART SC, et al., 2008. Nitrogen source influences natural abundance $^{15}$N of *Eschrichia coli*[J]. FEMS Microbiol Letter, 282(2): 246-250.

CRAINE J, BROOKSHIRE E, CRAMER M, et al., 2015. Ecological interpretation of nitrogen isotope ratios of terrestrial plants and soils[J]. Plant Soil, 396(1/2): 1-26.

DIAO HY, WANG AZ, YUAN FH et al., 2019. Stable carbon isotopic characteristics of plant-litter-soil continuum along a successional gradient of broadleaved Korean pine forests in Changbai Mountain, China[J]. Chin J App Ecol, 30(5): 1435-1444. [刁浩宇，王安志，袁凤辉，等，2019. 长白山阔叶红松林演替序列植物-凋落物-土壤碳同位素特征[J]. 应用生态学报，30(5)：1435-1444.]

DU JY, WANG LJ, SHENG MY et al., 2017. Soil C, N, and P stoichiometry of rocky desertification ecosystems in the Karst Plateau Canyon Area[J]. J Sichuan Agric Univ, 35(1): 45-51. [杜家颖，王霖娇，盛茂银，等，2017. 喀斯特高原峡谷石漠化生态系统土壤 C、N、P 生态化学计量学特征[J]. 四川农业大学学报，35(1)：45-51.]

GE LL, LIN Y, MENG QQ, et al., 2018. Comparison and relationship analysis of water use efficiency and foliar nutrient concentration in different tree species of Southeast Coastal Area[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 38(7): 1332-1339. [葛露露，林宇，孟庆权，等，2018. 滨海沙地人工林树种水分利用效率和叶片养分浓度比较及其关系分析[J]. 西北植物学报，38(7)：1332-1339.]

HUANG Z, WAN X, HE Z, et al., 2013. Soil microbial biomass, community composition and soil nitrogen cycling in relation to tree species in subtropical China[J]. Soil Biol Biochem, 62: 68-75.

HUSSAIN MI, AI-DAKHEEL AJ, LIU YF, et al., 2018. Effect of salinity stress on phenotypic

plasticity, yield stability, and signature of stable isotope of carbon and nitrogen in safflower[J]. Environ Sci Pollut R, 25(24): 23685-23694.
LI DJ, CHEN H, XIAO KC, et al., 2018. Nitrogen biogeochemical cycling and its effects on carbon sequestration in karst ecosystems, Southwest China[J]. Res Agric Mod, 39(6): 916-921. [李德军，陈浩，肖孔操，等，2018. 西南喀斯特生态系统氮素循环特征及其固碳效应[J]. 农业现代化研究，39(6)：916-921.]
LIU XD, ZHOU GY, CHEN XZ et al., 2014. Forest microclimate change along with the succession and response to climate change in south subtropical region[J]. Acta Ecol Sin, 34(10): 2755-2764. [刘效东，周国逸，陈修治，等，2014. 南亚热带森林演替过程中小气候的改变及对气候变化的响应[J]. 生态学报，34(10)：2755-2764.]
LIU JF, ZHENG YT, NI YY, et al., 2018. Latitudinal trends in foliar $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of *Quercus variabilis* and their influencing factors[J]. Chin J App Ecol, 29(5): 1373-1380. [刘建锋，张玉婷，倪妍妍，等，2018. 栓皮栎叶 $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 的纬向趋势及其影响因子[J]. 应用生态学报，29(5)：1373-1380.
LU YF, YU LF, ZHANG YW, 2014. Soil quality changes during the process of vegetation restoration in degraded karst[J]. Guizhou Sci, 32(5): 41-47. [卢永飞，喻理飞，张玉武，2014. 退化喀斯特植被不同恢复阶段土壤质量变化[J]. 贵州科学，32(5)：41-47.]
LUO XQ, WANG SJ, ZHANG GL, et al., 2014. Characteristics of nitrogen isotope in surficial litter under karst rocky desertification[J]. Bull Mineral, Petrol Geochem, 33(2): 214-220. [罗绪强，王世杰，张桂玲，等，2014. 喀斯特石漠化过程中地表凋落物$\delta^{15}N$ 特征[J]. 矿物岩石地球化学通报，33(2)：214-220.]
PAN FJ, ZHANG W, WANG KL, et al., 2011. Litter C:N:P ecological stoichiometry character of plant communities in typical Karst Peak Cluster Depression[J]. Acta Ecol Sin, 31(2): 335-343. [潘复静，张伟，王克林，等，2011. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C:N:P 生态化学计量特征[J]. 生态学报，31(2)：335-343.]
PARDO LH, TEMPLER PH, GOODALE CL, et al., 2006. Regional assessment of N saturation using foliar and root $\delta^{15}N$[J]. Biogeochemistry, 80(2): 143-171.
PI FJ, YUAN CJ, YU LF, et al., 2016. Ecological stoichiometry characteristics of plant leaves from the main dominant species of natural secondary forest in the central of Guizhou[J]. Ecol environ Sci, 25(5): 801-807. [皮发剑，袁丛军，喻理飞，等，2016. 黔中天然次生林主要优势种叶片生态化学计量特征[J]. 生态环境学报，25(5)：801-807.]
QUAN XL, DUAN ZH, QIAO YM, et al., 2016. Variations in soil carbon and nitrogen stable isotopes and density among different alpine meadows[J]. Acta pratac Sin, 25(12): 27-34. [全小龙，段中华，乔有明，等，2016. 不同高寒草甸土壤碳氮稳定同位素 密度的差异[J]. 草业学报，25(12)：27-34.]
SI GY, LI XY, CHENG SL et al., 2017. Organic carbon dynamics of the leaf-litter-soil continuum in the typical forests of the Changbai Mountain transect: an analysis of stable carbon isotope technology[J]. Acta Ecol Sin, 37(16): 5285-5293. [司高月，李晓玉，程淑兰，等，2017. 长白山垂直带森林叶片-凋落物-土壤连续体有机碳动态—基于稳定性碳同位素分析[J]. 生态学报，37(16)：5285-5293.]
SHENG MY, XIONG KN, CUI GY, et al., 2015. Plant diversity and soil physical-chemical properties in karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China[J]. Acta Ecol Sin, 35(2): 434-448. [盛茂银，熊康宁，崔高仰，等，2015. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质[J]. 生态学报，35(2)：434-448.]

TWOHEY RY, ROBERTS LM, STUDER A, 2018. Leaf stable carbon isotope composition reflects transpiration efficiency in *Zea mays*[J]. Plant J, 97(3): 475-483.

WU QS, LONG J, LI J, et al., 2019. Effects of different microhabitat types on soil microbial community composition in the Maolan Karst Forest in Southwest China[J]. Acta Ecol Sin, 39(3): 1009-1018. [吴求生，龙健，李娟，等，2019. 茂兰喀斯特森林小生境类型对土壤微生物群落组成的影响[J]. 生态学报，39(3)：1009-1018.

XIONG X, ZHANG HL, WU JP, et al., 2016. $^{13}$N and $^{15}$N isotopic signatures of plant-soil continuum along a successional gradient in Dinghushan Biosphere Reserve[J]. Chin J Plant Ecol, 40(6): 533-542. [熊鑫，张慧玲，吴建平，等，2016. 鼎湖山森林演替序列植物-土壤碳氮同位素特征[J]. 植物生态学报，40(6)：533-542.]

XU X, GUAN HD, SKRZYPEK GG, et al., 2017. Response of leaf stable carbon isotope composition to temporal to and spatial variabilities of aridity index on two opposite hillslopes in a native vegetates catchment[J]. J Hydrol, 553(6): 214-223.

YAO FW, ZHU B, DU EZ, 2012. Use of $^{15}$N natural abundance in nitrogen cycling of terrestrial ecosystems[J]. Chin J Plant Ecol, 36(4): 346-352. [姚凡云，朱彪，杜恩在，2012. $^{15}$N 自然丰度法在陆地生态系统氮循环研究中的应用[J]. 植物生态学报，36(4)：346-352.]

YU YH, CHENG W, YANG DL, et al., 2018. Carbon stable isotopic characteristics of organic matter in the leaf-litter-soil continuum of dominant tree species in a secondary forest in northwestern Guizhou[J]. Acta Ecol Sin, 38(24): 8733-8740. [喻阳华，程雯，杨丹丽，等，2018. 黔西北次生林优势树种叶片-凋落物-土壤连续体有机质碳稳定同位素特征[J]. 生态学报，38(24)：8733-8740.]

YU GY, SONG X, WANG QF, et al., 2008. Water-use efficiency of forest ecosystems in eastern China and its relations to climatic variables[J]. New Phytol, 177(4): 927-937.

ZHENG QH, WANGB, 2009. Applications of stable isotope techniques to determine components of $CO_2$ and $H_2O$ fluxes in forest ecosystems[J]. For Res, 22(1): 109-114. [郑秋红，王兵，2009. 稳定性同位素技术在森林生态系统碳水通量组分区分中的应用[J]. 林业科学研究，22(1)：109-114.]

ZHANG P, ZHANG G, ZHAO YP et al., 2018. Ecological stoichiometry characteristics of leaf-litter-soil interactions in different forest types in the loess hilly-gully region of China[J]. Acta Ecol Sin, 38(14): 5087-5098. [张萍，章广琦，赵一娉，等，2018. 黄土丘陵不同森林类型叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征[J]. 生态学报，38(14)：5087-5098.]

ZHENG LJ, MA JJ, SUN XH, et al., 2018. Responses of photosynthesis, dry mass and carbon isotope discrimination in winter wheat to different irrigation depths[J]. Photosynthetica, 56(4): 1437-1446.

ZHENG LJ, HUANG ZQ, HE ZM, et al., 2015. Influence of forest ages on the composition of stable carbon and nitrogen isotope of *Cunninghamia lanceolata* in subtropic China[J]. Sci Silv Sin, 51(1): 22-28. [郑璐嘉，黄志群，何宗明，等，2015. 林龄、叶龄对亚热带杉木人工林碳氮稳定同位素组成的影响[J]. 林业科学，51(1)：22-28.]

ZHOU YC, ZHANG WB, CHENG XL, et al., 2019. A review on the responses of plant and soil carbon stable isotope composition to environmental change[J]. Res Environ Sci, 32(4): 565-572. [周咏春，张文博，程希雷，等，2019. 植物及土壤碳同位素组成对环境变化响应研究进展[J]. 环境科学研究，34(2)：565-572.]